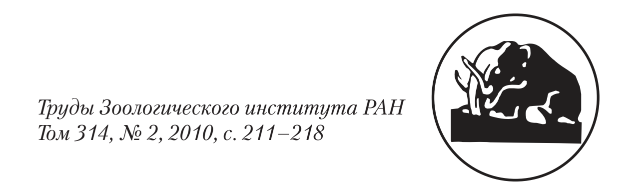
Труды Зоологического института РАН
Том 314, № 2, 2010, с. 211–218



УДК 591.4

СТРОЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ КУТИКУЛЯРНЫХ ПЛАСТИНОК ПОГОНОФОР (ANNELIDA: POGONOPHORA)

Р.В. Смирнов

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: morphol@zin.ru

РЕЗЮМЕ

Изучено строение и эволюционное значение кутикулярных пластинок туловища погонофор. Все кутикулярные пластинки погонофор, в том числе в уздечке, могут быть охарактеризованы одинаково. Проведен анализ комплекса морфологических признаков туловищных кутикулярных пластинок с точки зрения их таксономической значимости.

Ключевые слова: кутикулярные пластинки, морфология, погонофоры, эволюция

STRUCTURE AND EVOLUTION OF THE CUTICULAR PLAQUES OF POGONOPHORANS (ANNELIDA: POGONOPHORA)

R.V. Smirnov

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mail: morphol@zin.ru

ABSTRACT

The structure and evolutionary significance of the pogonophoran trunk cutucular plaques are studied. All pogonophoran cuticular plaques, including those in the bridle, have the same basal set of the structural characters. The structure, origin and arrangement pattern of the cuticular plaques show that they are apomorphies of Pogonophora. These structures, unlike setae, are not derived from any ancestor cuticular structures. The arrangement patterns of the cuticular plaques are quite variable in different body parts but nowhere repeat the neuro-notopodial scheme of the annelid setae arrangement. In various body regions of pogonophorans, including the bridle, the cuticular plaques underwent the similar evolutionary transformations.

Key words: cuticular plaques, evolution, morphology, pogonophorans

ВВЕДЕНИЕ

Погонофоры – своеобразные седентарные животные, демонстрирующие ряд крайне специализированных физиологических и морфологических признаков. Особый интерес представляет строение и развитие в онто- и филогенезе сложного опорно-двигательного аппарата, состоящего у высших погонофор из многих разнородных элементов (органов и систем органов), которые имеют разное строение, положение и происхождение. Это разнообразные ресничные структуры, уздечка, кутикулярные пластинки, пояски щетинок, опистосома, дорсальный желобок, дорсо-латеральные кожно-мускульные валики, папиллы. Современный уровень наших знаний об этом важнейшем для погонофор аппарате отличает разобщенность и неполнота данных, отсутствие систематизации и, как следствие, невозможность использовать многочисленные признаки этого аппарата для разра-

ботки внутренней систематики группы и решения макрофилогенетических вопросов. Целью настоящей работы, продолжающей серию публикаций с результатами изучения опорно-двигательного аппарата погонофор (Смирнов 2008), является выяснение конструктивных особенностей и эволюционных преобразований кутикулярных пластинок туловища.

Совсем еще недавние и, казалось, устоявшиеся представления о погонофорах как о самостоятельном типе целомических животных ныне резко меняются. В последних работах по молекулярной систематике и филогении, использующих кладистические методы исследования, таксономический ранг этой группы животных предлагается рассматривать на уровне семейства клада Polychaeta senso lato, наравне с другими семействами многощетинковых червей (Halanych et al 2001; Rouse 2001; Andersen et al 2004; Hilario and Cunha 2008). Однако сравнительно-морфологический анализ комплекса признаков погонофор показал, что, хотя их конструктивный тип в целом соответствует плану строения типа Annelida, но отличается рядом существенных апоморфий (Смирнов 2007). Я, вслед за Саусворд (Southward 1988; Southward et al. 2005), Ивановым (Ivanov 1994), Малаховым и Галкиным (1998), предпочитаю использовать систему класса Pogonophora с тремя подклассами – Monilifera, Frenulata и Vestimentifera. Данная таксономическая структура Pogonophora на уровне подклассов и ниже внутренне не противоречива, и нет предпосылок к ее упрощению, снижению рангов таксонов, тем более их устранению (Смирнов 2007).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основа для настоящего исследования – коллекция погонофор, хранящаяся в Зоологическом институте РАН в Санкт-Петербурге. В разное время кутикулярные пластинки были изучены у представителей многих родов погонофор-френулят, а именно *Nereilinum* (*N. murmanicum*, *N. squamosum*), *Oligobrachia* (*O. webbi*, *O. haakonmosbiensis*), *Polarsternium* (*P. magnum*, *P. evrikae*, *P. australe*, *P. mirabile*, *P. rugellosum*), *Spirobrachia* (*S. leospira, S. orkneyensis*, *S. grandis*), *Volvobrachia* (*V. beklemischevi*), *Polybrachia* (*P. gorbunovi*, *P. romanovi*, *P. macrolamellosa*), *Lamellisabella* (*L. sp.*, *L. zachsi*), а также монилифер из рода *Archeolinum (A. contortum)* (детали см. Смирнов 1999, 2005а, б; Smirnov 2000a–c). Часть данных по роду *Siboglinum* основана на изучении ряда новых видов из Антарктики, описание которых пока не опубликовано. Также были использованы все известные в настоящее время литературные данные, касающиеся строения и онтогенетического развития кутикулярных пластинок туловища.

Микроскопические исследования проводились с использованием светооптического оборудования и стандартных гистологических методик, а также на сканирующем электронном микроскопе HITACHI-700 с использованием малоизвестного, но эффективного метода Маркевича–Кореневой для подготовки объектов, разработанного для коловраток и не применявшегося ранее для изучения погонофор. Использование этого метода для погонофор, кроме его простоты и дешевизны, было продиктовано спецификой объектов. При стандартной методике высушивания при критической точке нежные и очень тонкие тела погонофор часто разрушались или терялись. Технология подготовки объектов согласно примененному нами методу выглядит следующим образом: объект после дегидратации в этиловом спирте промывается сначала в диэтиловом эфире, затем в эфирном растворе нафталина с постепенным возрастанием концентрации последнего до образования насыщенного раствора, после чего объект переносится на столик для SEM и высушивается посредством сублимации нафталина, которая происходит при комнатной температуре (Markevich 1993). Объекты напылялись платиной.

Сокращения учреждений. ЗИН (ZIN), Зоологический институт Российской академии наук (Санкт-Петербург, Россия).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Кутикулярные пластинки, или бляшки представляют собой локальные утолщения кутикулы, одевающей все тело погонофор (Ivanov 1963). Эти образования подчинены определенным закономерностям в расположении в различных частях и отделах тела (Рис. 1), могут достигать большой морфологической сложности и имеются у всех без исключения видов погонофор. Однако ни строение, ни образование, ни особенности расположения кутикулярных пластинок (см. ниже) не дают никаких оснований считать их дериватами каких-либо предковых кутикулярных структур,

в том числе и щетинок аннелидного или какого-либо иного типа. Таким образом, не вызывает сомнений, что кутикулярные пластинки не унаследованы от предков, а возникают в пределах класса Pogonophora как специфические структурные элементы кутикулы. На переднем отделе уздечка является дериватом обычных кутикулярных пластинок, начальные этапы эволюции которых совпадают с таковыми туловищных пластинок (Смирнов 2008).

Полное отсутствие кутикулярных пластинок в туловищном сегменте у погонофор встречается, но довольно редко. Наиболее достоверно это констатировано, например, у *Siboglinum sergeevi* (Ivanov 1963). Вероятно, впервые в филогенезе туловищные пластинки появляются в неметамерной области тела, поскольку это – самая эволюционно древняя (после поясков) часть туловища, которая у монилифер составляет большую часть туловища, а у предковых погонофор должна была составлять практически весь 3-й сегмент (Иванов и Селиванова 1992; Southward 1969, 1972; Smirnov 1999, 2000a). Об исходном типе расположения пластинок можно судить с меньшей уверенностью. Вероятно, сначала пластинки располагались весьма беспорядочно, хоть и были, скорее всего, приурочены в основном к дорсо-латеральным сторонам тела. Именно так расположены пластинки у самых архаичных погонофор, в том числе у наиболее полно изученного вида монилифер – *Archeolinum contortum* (Smirnov 2000a), а также у большинства видов френулят (Ivanov 1963). Однако у *Heptabrachia subtilis* пластинки в неметамерном отделе рассеяны по всей поверхности тела (Ivanov 1957) (Рис. 2). Логично предположить, что появление пластинок в эволюции было скоррелировано с постепенным усилением регионализации

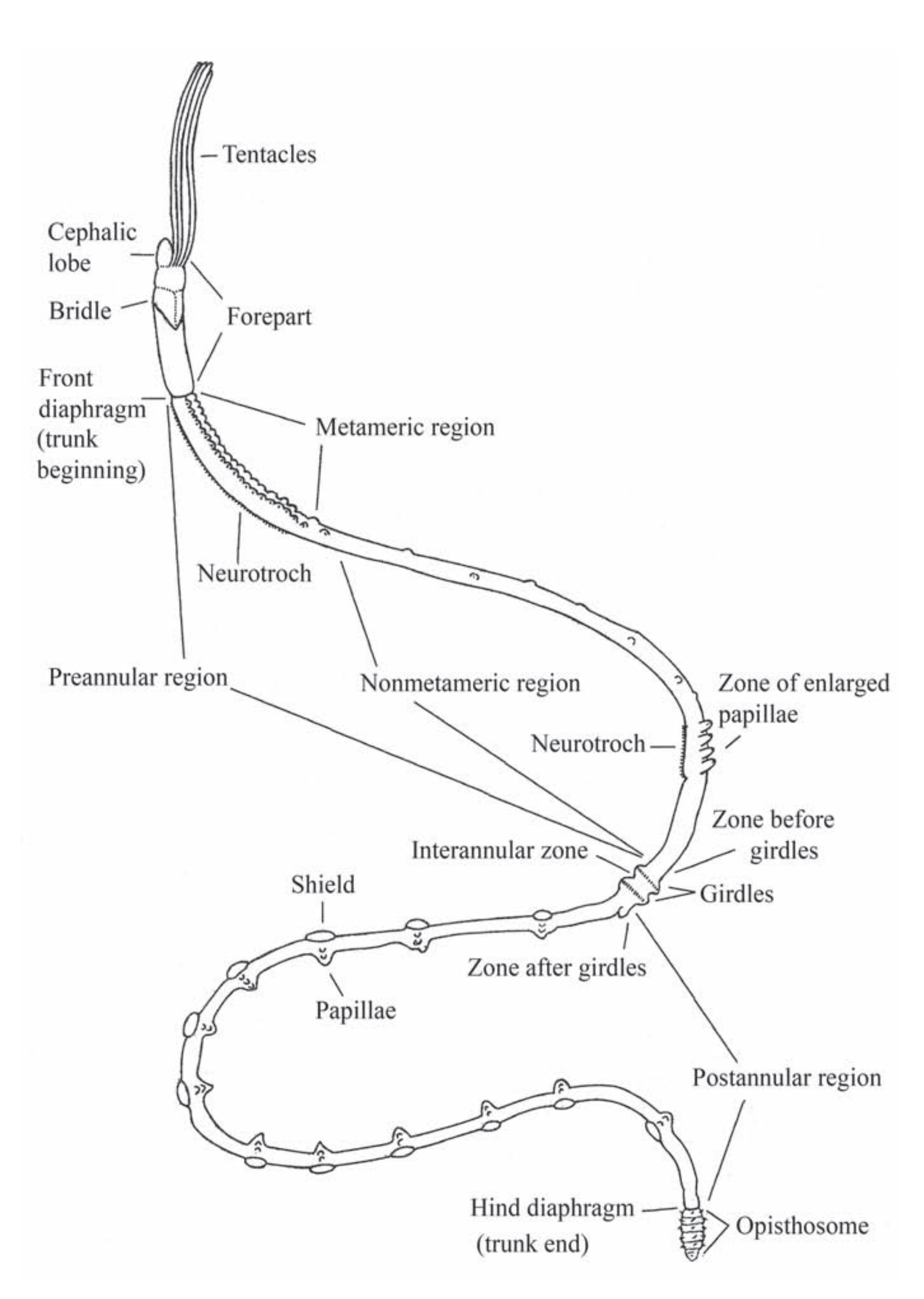


Рис. 1. Общий вид погонофоры с указанием отделов тела (по: Southward 1971, с изменениями).

Fig. 1. General scheme of pogonophore (after: Southward 1971, with modifications).

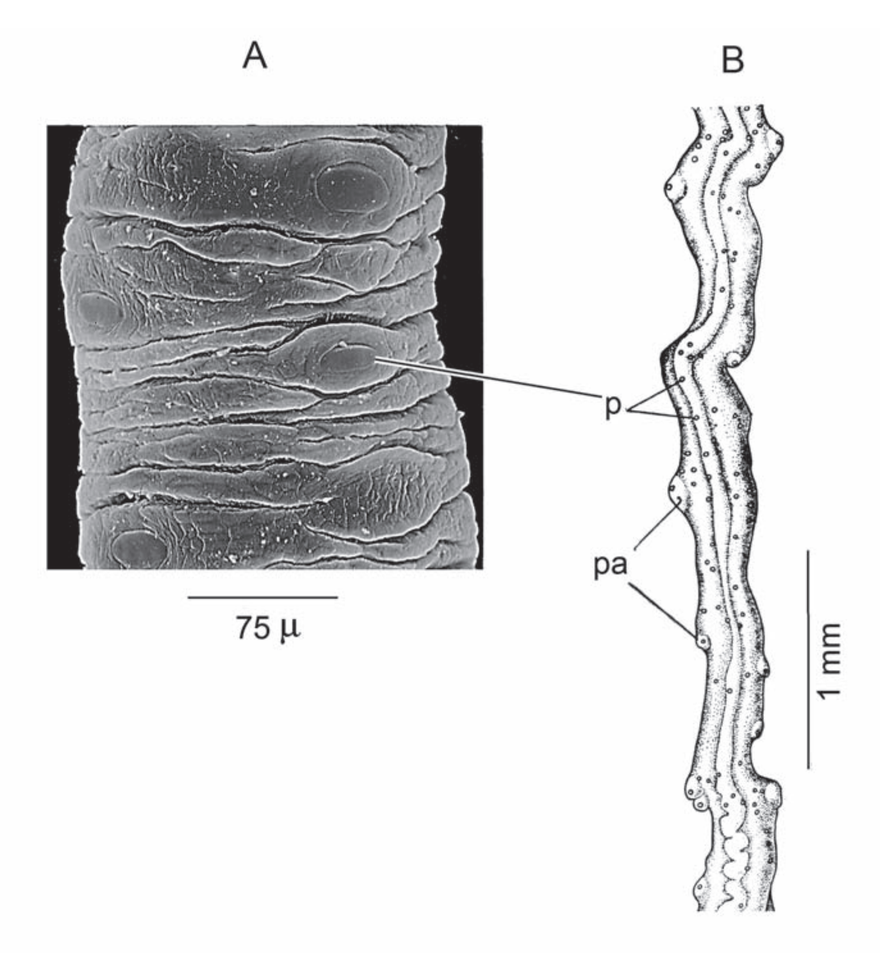


Рис. 2. Расположение кутикулярных пластинок в неметамерном отделе: A – *Archeolinum contortum*; B – *Heptabrachia subtilis* (A – по Smirnov 2000; B – по Ivanov 1957).

Сокращения: p – кутикулярные пластинки, pa – папиллы.

Fig. 2. Arrangement of cuticular plaques in the nonmetameric region: A – *Archeolinum contortum*; B – *Heptabrachia subtilis* (A – after Smirnov 2000; B – after Ivanov 1957).

Abbreviations: p – cuticular plaques, pa – papillae.

3-го сегмента (Smirnov 1999). Так, метамерный отдел и зона сгущения как его возможный дериват были, вероятно, следующими, на котором возникает кутикулярное вооружение. Об этом говорят несколько интересных закономерностей: папиллы зоны сгущения, как правило, вооружены кутикулярными пластинками, даже если последние отсутствуют во всем метамерном отделе туловища; если пластинки есть в метамерном отделе, то они практически всегда присутствуют также и в неметамерном, причем первые (а среди них – самые передние) всегда крупнее вторых и наиболее сложно устроены; у многих видов френулят пластинки имеются не на всем метамерном отделе, а только в его задней части, причем у разных видов и разных экземпляров одного вида длина лишенного вооружения переднего участка (или число папилл, если они имеются) значительно варьирует (Ivanov 1963; Brattegard 1966; Southward and Brattegard 1968), а также у неописанного вида рода *Siboglinum* (Смирнов, неопубликованные данные). Последние две закономерности недвусмысленно на мой взгляд указывают направление (именно, сзади наперед), в котором происходило новообразование пластинок (и ассоциированных с ними структур) в эволюции погонофор. Такой вывод подтверждается и данными по онтогенезу ряда видов, для которых показано, что пластинки метамерного отдела (как, впрочем, и папиллы) действительно возникают последовательно в один ряд с каждой стороны дорсального желобка сзади наперед (Southward 1969; Иванов 1975; Bakke 1977; Callsen-Cencic and Flügel 1995). Остальные области туловища, а именно постаннулярный отдел, зона непосредственно перед и после поясков, а также интераннулярная зона являются более молодыми, и пластинки на них должны возникать позже. Действительно, в этих областях мы не находим картин становления метамерии пластинок и ассоциированных с ними структур (папилл).

Вероятнее всего, что первые пластинки были устроены очень просто. Они представляли собой колпачковидные утолщения кутикулярного слоя, одевающего все тело погонофор. Именно такие пластинки, состоящие из одной мембраны, найдены в неметамерном и постаннулярном отделе у ряда современных видов, в том числе из эволюционно примитивного рода *Nereilinum*

(Flügel 1990) (Рис. 3A). Важно отметить, что такие пластинки чрезвычайно трудны для обнаружения, в связи с чем указания на их отсутствие у ряда погонофор (особенно у мелких видов рода *Siboglinum*) вызывают сомнения (Ivanov 1963; Southward 1972).

Дальнейшая эволюция пластинок связана с увеличением их количества на папиллах в различных частях туловища, увеличением размеров и усложнением или, реже, упрощением строения. Так, для представителей рода *Galathealinum* характерно наличие нескольких пластинок на папиллах метамерного отдела, а у некоторых видов рода *Siboglinum* и *Polarsternium* это характерно для своеобразной солитерной папиллы в зоне после поясков (Southward 1962; Ivanov 1963; неопубликованные данные автора). Увеличение размеров кутикулярных пластинок представляется необходимым следствием увеличения размеров тела и в той или иной степени скоррелировано с ним. Наиболее крупные пластинки известны в передней части метамерного отдела одного из самых крупных представителей френулят – *Spirobrachia grandis* (Ivanov 1963). Упрощение строения иногда происходит только с пластинками неметамерного и постаннулярного отделов и заключается в том, что редуцируется их мембрана (остается лишь киль) (Рис. 3B, C), а усложнение строения касается обычно лишь пластинок метамерного отдела и только у высших представителей, например таких, как *Spirobrachia grandis* и *Lamellisabella zachsi*, в той или иной степени захватывает неметамерный отдел (Ivanov 1963). Оно заключается в появлении и изменении строения и расположения утолщенного края (от простого срединного до дужко- или подковообразного с закругленными концами, расположенного спереди), в появлении направленных внутрь тела выростов (так называемых аподем) (Рис. 3D–G). Пластинки с срединным утолщенным краем в метамерном отделе у погонофор никогда не встречаются, но обычны у представителей многих родов френулят (например, *Oligobrachia*) в зоне сгущения, неметамерном

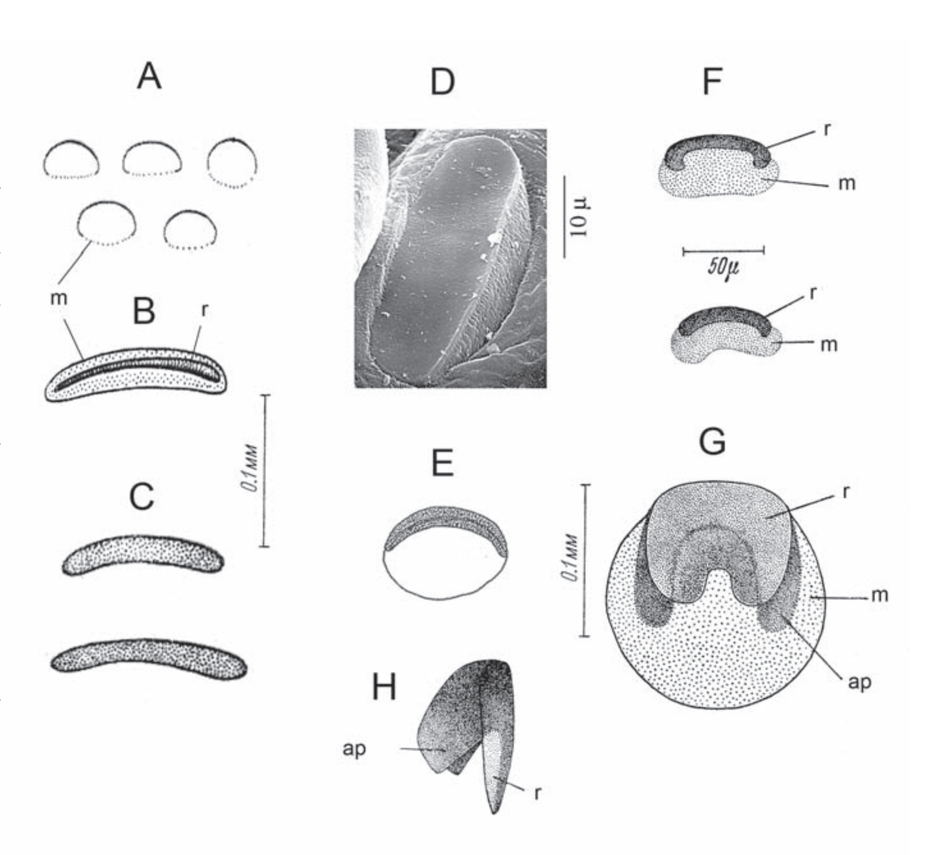


Рис. 3. Строение кутикулярных пластинок: A – *Nereilinum murmanicum* (зона сгущения); B – то же (постаннулярный отдел); C – *Diplobrachia japonica* (постаннулярный отдел); D – *Archeolinum contortum* (неметамерный отдел); E – *Spirobrachia orkneyensis* (метамерный отдел); F – *Volvobrachia beklemischevi* (метамерный отдел); G – *Lamellisabella minuta* (метамерный отдел); H – *Lamellisabella johanssoni* (метамерный отдел), вид сбоку. A, B – по Flügel 1990; C, F, G, H – по Ivanov 1963; D – по Smirnov 2000a; E – по Smirnov 2000b.

Сокращения: ap – аподемы, m – мембрана, r – киль.

Fig. 3. Structure of cuticular plaques: A – *Nereilinum murmanicum* (zone of enlarged papillae); B – the same (postannular region); C – *Diplobrachia japonica* (postannular region); D – *Archeolinum contortum* (nonmetameric region); E – *Spirobrachia orkneyensis* (metameric region); F – *Volvobrachia beklemischevi* (metameric region); G – *Lamellisabella minuta* (metameric region); H – *Lamellisabella johanssoni* (metameric region), lateral view. A, B – after Flügel 1990; C, F, G, H – after Ivanov 1963; D – after Smirnov 2000a; E – after Smirnov 2000b.

Abbreviations: ap – apodemes, m – membrane, r – ridge.

и постаннулярном отделах, в зоне после поясков (Southward 1978; Smirnov 2000a).

Таксономическое значение признаков, связанных с туловищными кутикулярными пластинками, невелико. Отсутствие пластинок в метамерной области преаннулярного отдела может, по-видимому, служить более или менее надежным диагностическим признаком подкласса Monilifera и в общем характеризовать отряд Athecanephria. Более определенно этот признак может использоваться для диагностирования семейств Spirobrachiidae, Lamellisabellidae и родов *Galathealinum*, *Cyclobrachia*, *Birsteinia*, *Choanophorus* (наличие кутикулярных пластинок), а также отдельных видов. Для рода *Galathealinum* специфическими признаками является число пластинок (как правило, больше 1) на каждой папилле. Все виды семейства Spirobrachiidae, а также рода *Siphonobrachia* и *Cyclobrachia* обладают особым строением переднего утолщенного края кутикулярной пластинки (дужковидный с закругленными и как бы приподнятыми концами). Представители рода *Lamellisabella* четко диагностируются подковообразной формой утолщенного края пластинок и наличием аподем. Изменчивым признаком следует признать наличие кутикулярных пластинок на всех дорсальных папиллах. Наконец, размер кутикулярных пластинок имеет наименьшую таксономическую значимость, использовать его можно лишь в достаточно удаленных друг от друга состояниях. В неметамерной области преаннулярного отдела туловища кутикулярные пластинки, как отмечалось выше, отличаются от таковых в метамерной области значительно более простым строением, что выражается в форме утолщенного гребня и его положении в середине пластинки, в меньших размерах и отсутствии аподем. Зона сгущения, или зона увеличенных папилл, отличается присутствием особо крупных конусовидных папилл, выделяющихся своими размерами и срединно-дорсальным расположением среди других преаннулярных папилл и часто вооруженных кутикулярными пластинками даже тогда, когда последние отсутствуют на всем метамерном отделе тела, как, например, у *Nereilinum murmanicum* и *N. squamosum* (Flügel 1990; Смирнов 1999). Данные отделы весьма бедны таксономически значимыми морфологическими признаками, и все они обладают не более чем видовой или (иногда) подродовой специфичностью (подрода рода *Siboglinum*, неопубликованные данные автора). Таковы следующие признаки кутикулярных пластинок: наличие самих пластинок, их размер и наличие утолщенного гребня. Все остальные признаки, относящиеся к пластинкам аннулярного комплекса, пригодны лишь для различения видов. Прежде всего, это – наличие утолщенного гребня на кутикулярных пластинках папилл – признак, не подверженный индивидуальной и популяционной изменчивости. Весьма изменчивы все признаки пластинок, расположенных на интераннулярных папиллах: наличие пластинок, их число и размер; наличие и число пластинок на папиллах в области между поясками и постаннулярным отделом. В настоящее время признаки постаннулярного отдела туловища обладают видовой (иногда родовой) специфичностью. Заслуживают большего доверия стабильные признаки: наличие на папиллах кутикулярных пластинок, а также утолщенного гребня и мембраны на последних. Небольшой таксономической значимостью обладает размер кутикулярных пластинок.

ВЫВОДЫ

1. Строение, образование и особенности расположения кутикулярных пластинок погонофор не дают никаких оснований считать их дериватами каких-либо кутикулярных структур предков. Таким образом, наличие кутикулярных пластинок, в отличие от других кутикулярных образований – щетинок, является яркой апоморфией класса Pogonophora.

2. Закономерности расположения кутикулярных пластинок в разных частях и отделах тела погонофор весьма различны, однако нигде не повторяют нейро-нотоподиальную схему расположения щетинок аннелид.

3. Эволюционные преобразования кутикулярных пластинок протекали, по-видимому, сходным образом во всех отделах тела погонофор, в том числе в уздечке.

4. Впервые в филогенезе туловищные кутикулярные пластинки появляются в неметамерной области тела – самой эволюционно древней (после поясков) части туловища, которая у предковых погонофор составляла практически весь 3-й сегмент.

5. Появление кутикулярных пластинок в эволюционной истории погонофор было скоррели-

ровано с постепенным усилением регионализации 3-го сегмента.

6. Эволюция кутикулярных пластинок связана с увеличением их числа на папиллах в различных частях туловища, увеличением размеров и усложнением или, реже, упрощением строения.

7. Признаки туловищных кутикулярных пластинок имеют некоторое значение для диагностики видов и родов погонофор.

ЛИТЕРАТУРА

Иванов А.В. 1975. Наблюдения над эмбриональным развитием Pogonophora. Сообщение 1. Развитие зародыша и личинки. *Зоологический журнал*, **54**(7): 973–993.

Иванов А.В. и Селиванова Р.В. 1992. Новый вид погонофор, обитающий на гниющей древесине, – *Sclerolinum javanicum* sp. n. К вопросу о классификации Pogonophora. *Биология моря*, **1–2**: 27–33.

Малахов В.В. и Галкин С.В. 1998. Вестиментиферы – бескишечные беспозвоночные морских глубин. КМК Ltd, Москва, 204 с.

Смирнов Р.В. 1999. Новый род и два новых вида погонофор из Северного Ледовитого океана. *Биология моря*, **25**(4): 281–287.

Смирнов Р.В. 2005а. Новые виды рода *Polarsternium* (Pogonophora) из моря Скотия и прилегающих вод Антарктики. *Биология моря*, **31**(3): 171–179.

Смирнов Р.В. 2005б. Два новых вида абиссальных погонофор из Антарктики. *Биология моря*, **31**(4): 293–297.

Смирнов Р.В. 2007. Систематика и филогения Pogonophora. [*Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. Эволюционная морфология животных. К столетию со дня рождения академика А.В. Иванова*], **97**: 110–140.

Смирнов Р.В. 2008. Морфологические признаки и классификация подкласса Monilifera (Pogonophora), проблема эволюции уздечки погонофор. *Биология моря*, **34**(6): 404–413.

Andersen A.C., Hourdez S., Marie B., Jollivet D., Lallier F.H. and Sibuet M. 2004. *Escarpia southwardae* sp. nov., a new species of vestimentiferan tubeworm (Annelida, Siboglinidae) from West African cold seeps. *Canadian Journal of Zoology*, **82**: 980–999.

Bakke T. 1977. Development of *Siboglinum fiordicum* Webb (Pogonophora) after metamorphosis. *Sarsia,* **63**: 65–73.

Brattegard T. 1966. A new species of multitentaculate Pogonophora from northern Norway. *Sarsia,* **22**: 55–63.

Callsen-Cencic P. and Flügel H.J. 1995. Larval development and the formation of the gut of *Siboglinum poseidoni* Flügel, Langhof (Pogonophora, Perviata). Evidence of protostomian affinity. *Sarsia*, **80**: 73–89.

Halanych K.M., Feldman R.A. and Vrijenhoek R.C. 2001. Molecular evidence that *Sclerolinum brattstromi* is closely related to Vestimentiferans, not to Frenulate Pogonophorans (Siboglinidae, Annelida). *Biological Bulletin*, **201**: 65–75.

Hilario A. and Cunha M.R. 2008. On some frenulate species (Annelida: Polychaeta: Siboglinidae) from mud volcanoes in the Gulf of Cadiz (NE Atlantic). *Scientia Marina*, **72**(2): 361–371.

Ivanov A.V. 1957. Neue Pogonophora aus dem nord-westlichen Teil des Stillen Ozeans. *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere,* **85**: 431–500.

Ivanov A.V. 1963. Pogonophora. Academic Press, London, 479 p.

Ivanov A.V. 1994. On the systematic position of Vestimentifera. *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere,* **121**: 409–456.

Flügel H.J. 1990. A new species of *Siboglinum* (Pogonophora) from the North Atlantic and notes on *Nereilinum murmanicum* Ivanov. *Sarsia*, **75**: 233–241.

Markevich G.I. 1993. SEM observations on *Seison* and phylogenetic relationships of the Seisonidea (Rotifera). *Hydrobiologia*, **255/256**: 513–520.

Rouse G. 2001. A cladistic analysis of Siboglinidae Caullery, 1914 (Polychaeta, Annelida): formerly the phyla Pogonophora and Vestimentifera. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **132**: 55–80.

Smirnov R.V. 1999. Evolution of adhesive papillae and multicellular epidermal glands in the preannular region of the trunk of pogonophores of the subclasses Frenulata and Monilifera: a new view. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, **281**: 73–78.

Smirnov R.V. 2000a. Two new species of Pogonophora from the arctic mud volcano off northwestern Norway. *Sarsia*, **85**: 141–150.

Smirnov R.V. 2000b. A new species of *Spirobrachia* (Pogonophora) from the Orkney Trench (Antarctica). *Polar Biology*, **23**: 567–570.

Smirnov R.V. 2000c. A redescription of *Spirobrachia leospira* Gureeva (Pogonophora), with the erection of a new genus and a revision of the Spirobrachiidae. *Ophelia*, **53**(2): 151–158.

Southward E.C. 1962. A new species of *Galathealinum* (Pogonophora) from the Canadian Arctic. *Canadian Journal of Zoology*, **40**: 385–389.

Southward E.C. 1969. Growth of a Pogonophora: a study of *Polybrachia canadensis* with a discussion of the development of taxonomic characters. *Journal of Zoology*, **157**(4): 449–467.

Southward E.C. 1971. Recent researches on the Pogonophora. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, **9**: 193–220.

Southward E.C. 1972. On some Pogonophora from the Caribbean and the Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science*, **22**(4): 739–776.

Southward E.C. 1978. Description of a new species of *Oligobrachia* (Pogonophora) from the North Atlantic, with a survey of the Oligobrachiidae. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*, **58**: 357–365.

Southward E.C. 1988. Development of the gut and segmentation of newly settled stages of *Ridgeia* (Vestimentifera): implications for relationship between Vestimentifera and Pogonophora. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*, **68**: 465–487.

Southward E.C. and Brattegard T. 1968. Pogonophora of the Northwest Atlantic: North Carolina Region. *Bulletin of Marine Science*, **18**(4): 836–875.

Southward E.C., Schulze A. and Gardiner S.L. 2005. Pogonophora (Annelida): form and function. *Hydrobiologia,* **535/536**: 227–251.

Представлена 13 марта 2009; принята 10 мая 2010.